

УДК 576.895.122 : 591.463

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ
И ГЕНИТАЛЬНОГО АТРИУМА ПАЗАЗИТА ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ
ALLASSOGONOPORUS AMPHORAEFORMIS (TREMATODA:
ALLASSOGONOPORIDAE)

© И. М. Подвязная

Приводятся результаты ультраструктурного исследования всех отделов мужской половой системы и генитального атриума *Allassogonoporus amphoraeformis*. Впервые для трематод отмечен факт впадения простатических желез в семенной пузырек. Обнаружены ресничные структуры в стенках мужских половых протоков, не описанные ранее у других сосальщиков.

Настоящая работа продолжает серию морфологических исследований лецитодендрионидных трематод, паразитирующих в летучих мышах. Основное внимание уделяется тонкой организации выводных протоков мужской половой системы, крайне слабо и фрагментарно изученных у трематод. Процессы сперматогенеза и строение зрелых спермиев, подробно описанные у широкого круга видов, в данной статье не рассматриваются.

Allassogonoporus amphoraeformis были собраны из передней части кишечника летучих мышей *Myotis dasycneme* и *M. brandtii* в летний период в Воронежском государственном заповеднике и обработаны по ранее описанной методике (Подвязная, 1994). Исследование было выполнено при поддержке гранта РФФИ 94-04-12098.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общий план строения. *Allassogonoporus amphoraeformis* имеет пару овальных семенников, расположенных в задней половине тела, латерально, левый чуть позади правого (рис. 1, а, б). От передней части семенников с вентральной стороны отходит по семявыносящему каналцу, которые тянутся сначала вперед и навстречу друг другу, а затем поворачивают к дорсальной поверхности тела, где сливаются в месте впадения в семенной пузырек (рис. 1, б). Крупный, сильно извитой семенной пузырек, расположенный дорсально от брюшной присоски, на дистальном конце сужается и переходит в семяизвергательный канал (рис. 1, б). Проксимальная часть семяизвергательного канала расширена в небольшую вытянутую полость, расположенную дорсально справа от брюшной присоски (рис. 1, а). Дистально семяизвергательный канал продолжается узким коротким протоком, открывающимся в половой атриум (рис. 1, б). У аллассогонопорусов имеется два типа простатических желез. Одни из них открываются в полость семенного пузырька, другие – в проксимальную часть семяизвергательного канала (рис. 1, б). Половая бурса и циррус отсутствуют.

Тонкое строение. Семенники *Allassogonoporus amphoraeformis* окружены

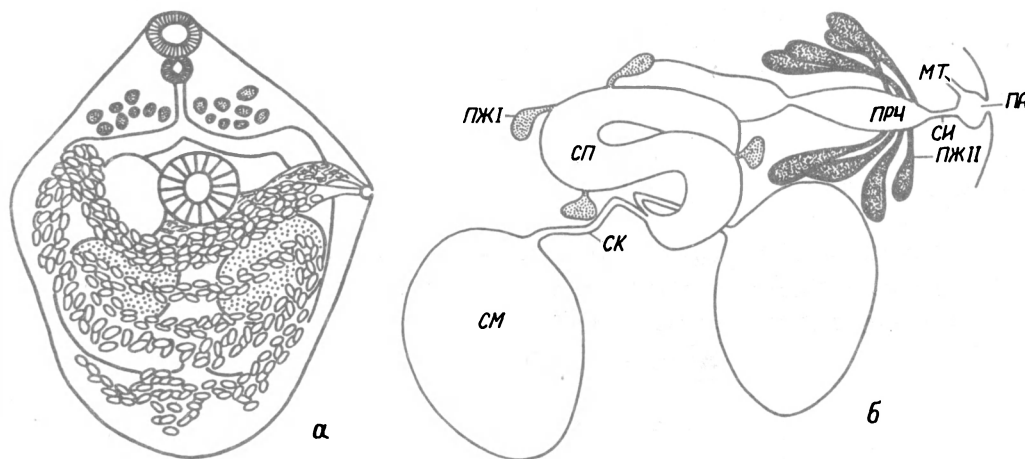


Рис. 1. Мужская половая система *Allassogonoporus amphoraeformis*.

а — общий вид *A. amphoraeformis*; б — схема строения мужской половой системы; МТ — метратерм; ПА — генитальный атриум; ПЖ I — простатические железы I типа; ПЖ II — простатические железы II типа; ПРЧ — проксимальная расширенная часть семяизвергательного канала (простатическая часть); СИ — терминальная часть семяизвергательного канала (citrus tube); СК — семявыносящие каналы; СМ — семенники; СП — семенной пузырь.

Fig. 1. The male reproductive system of *Allassogonoporus amphoraeformis*.

снаружи мембрановидной пограничной пластинкой и слоем слабо развитых мышц. Изнутри к пограничной пластинке прилегают структурные клетки семенников, центральную часть гонад занимают мужские половые клетки на разных стадиях созревания.

Семявыносящие каналы представляют собой тонкие экстрацеллюлярные каналы, воронковидный проксимальный конец которых встроен в „стенку” семенников. Эпителиальную выстилку каналов образуют плоские изогнутые клетки, соединенные между собой септированными десмосомами (рис. 2, а; см. вкл.). Их базальная поверхность подстилается тонкой пограничной пластинкой, кнаружи от которой расположен толстый слой рыхловолокнистого межклеточного вещества. В межклеточное вещество погружены отдельные тонкие отростки мышечных клеток, образующие слабо выраженную мускульную обкладку протоков (рис. 2, а). Мужские половые клетки довольно редко можно наблюдать в полости семявыносящих канальцев. В их отсутствие стенки протоков плотно сжаты, базальная и апикальная поверхности выстилки образуют крупные складки. Выростов типа ламелл или микроворсинок на апикальной поверхности эпителия не обнаружено. В тонком слое цитоплазмы в небольшом количестве встречаются свободные рибосомы, мелкие митохондрии, единичные везикулы (рис. 2, а).

Отверстие в стенке семенного пузырька, куда впадают семявыносящие каналы, образовано кольцевидно изогнутой эпителиальной клеткой. Поверхность ее, обращенная внутрь отверстия и в полость семенного пузырька, несет реснички (рис. 2, б, в). Последние окружены в базальной части воротничковидными выростами апикальной мембраны, от кинетосом отходят поперечно исчерченные корневые нити (рис. 2, в). Ядро клетки характеризуется высоким содержанием гетерохроматина (рис. 2, б). Окружающая его электронноплотная цитоплазма содержит многочисленные свободные рибосомы.

Семенной пузырек так же, как семявыносящие каналы, выстлан пластинчатыми эпителиальными клетками, базальная поверхность которых покоится

на тонкой пограничной пластинке (рис. 2, з). Мышечная стенка этого отдела представлена хорошо развитым слоем кольцевых волокон, в котором отростки мышечных клеток вплотную прилегают друг к другу. Апикальная мембрана эпителиальных клеток местами образует длинные пластинчатые выросты. Последние петлевидно изгибаются, прилегая своими концевыми участками к волнистой поверхности эпителия, иногда наслаиваясь друг на друга (рис. 2, з; 3, а; см. вкл.). В результате возникает сложная система полостей, ограниченных ламеллярными выростами и апикальной поверхностью выстилки семенного пузырька. Базальная мембрана эпителиальных клеток образует неглубокие инвагинации. В тонком слое цитоплазмы отмечены митохондрии, скопления мелких пузырьков с электронно-прозрачным содержимым, свободные рибосомы, кое-где короткие цистерны шероховатого ЭПР. Полость семенного пузырька всегда заполнена многочисленными спермиями. Наблюдается их контакт с поверхностью эпителия, в том числе и его выростами (рис. 2, з).

Стенку семенного пузырька пронизывают протоки одноклеточных желез, расположенных по ходу протока (рис. 2, з; 3, а). Продуцируемый ими секрет имеет вид небольших гранул неправильной формы, состоящих из электронноплотного однородного материала. Укрепленные микротрубочками протоки часто открываются в описанные выше апикальные полости, в которых нередко можно наблюдать остатки секрета (рис. 3, а). Короткий суженный участок протока с относительно гладкой поверхностью эпителия отделяет семенной пузырек от семяизвергательного канала (рис. 3, б).

Проксимальная расширенная часть семяизвергательного канала имеет выстилку, во многом сходную с эпителием семенного пузырька. Основное их различие – строение апикальной поверхности клеток. Тонкие и длинные пластинчатые выросты направлены в семяизвергательном канале к центру полости и несколько вперед по ходу протока. Они многократно ветвятся и анастомозируют друг с другом, образуя густую сеть, занимающую почти весь просвет (рис. 3, б, в). В ячейках этой сети часто можно видеть секреторный материал еще одной группы простатических желез (рис. 3, в). Последние открываются протоками в самую дистальную часть расширенного участка семяизвергательного канала (рис. 1, б). Зарубежные авторы называют этот отдел „простатической частью” – „pars prostatica”. Секреторные включения упомянутых желез представляют собой крупные гранулы с неоднородной на вид гранулярной структурой секреторного материала. В одной и той же клетке они могут значительно отличаться формой и электронной плотностью содержимого. То же наблюдается и в протоках желез (рис. 3, в). Кроме того, возникает впечатление, что некоторые протоки содержат в дистальной части уже не оформленную в гранулы массу секрета. Строение железистых клеток и их протоков обоих типов простатических желез вполне типично. Терминальный участок семяизвергательного канала – короткий узкий проток, впадающий в половой атриум, выстлан продолжением тегумента покровов (рис. 4, а; см. вкл.). В иностранной литературе аналогичный отдел именуется „циррусом” – „cirrus” или „cirrus tube”. Мышечная стенка семяизвергательного канала на всем его протяжении представлена двумя слоями – кольцевых и продольных мускульных волокон, из которых первый развит заметно лучше (рис. 3, в).

Половой атриум *A. amphoraeformis* представляет собой мешковидное углубление в стенке тела, куда открываются терминальные участки выводных протоков половой системы (рис. 1, б). Выстилка его специализированный участок покровного эпителия, к базальной поверхности которого прилегают пограничная пластинка и два мышечных слоя (рис. 4, з). Цитоплазматическая пластинка тегумента в половом атриуме тоньше, чем в покровах, имеет складчатую апикальную поверхность, лишена шипиков. В целом она похожа на выстилку метратерма и

дистальной части семяизвергательного канала. Электронноплотные мелкие гранулы овально-палочковидной формы составляют характерный для тегумента полового атриума тип секреторных включений (рис. 4, з). Они поступают в цитоплазматическую пластинку из близлежащих цитонов, продуцирующих только этот секрет. Тегумент покровов вокруг генитальной поры также содержит похожие секреторные гранулы (рис. 4, в). В половой атриум открываются тонкие длинные протоки одноклеточных желез (рис. 4, б, з), расположенных в общей клеточной массе с простатическими железами, впадающими в семяизвергательный канал (рис. 3, б). Железы имеют обычное для секреторных клеток строение: содержат развитый шероховатый ЭПР, диктиосомы аппарата Гольджи, митохондрии. Секреторные гранулы небольшого размера, неправильной формы, материал их гомогенный, электронноплотный (рис. 4, б, з). Протоки, выстланные изнутри слоем микротрубочек, крепятся к эпителию атриума септированными десмосомами (рис. 4, б).

Так же, как у исследованного ранее вида *Prosthodendrium ascidia* (Подвизная, 1995), вокруг полового отверстия и внутри полового атриума аллассогонопорусов обнаружены сенсорные окончания (рис. 4, в, з). Напомним, что у простодендриумов описаны сенсиллы погруженного типа с редуцированной ресничкой. У *A. amphoraeformis* нервные окончания имеют вполне полноценные реснички, кинетосомы которых снабжены длинными корневыми нитями. Отростки нервных клеток соединяются с тегументом кольцевыми септированными контактами, имеют два опорных кольца. Для этих сенсилл характерны также глубокие впячивания плазматической мембраны внутрь сенсорного бульбуса (рис. 4, в).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мужские половые железы – семенники у всех исследованных трематод, включая *A. amphoraeformis*, обладают сходной организацией: снаружи окружены пограничной пластинкой и мышечным слоем, по периферии органа содержат отростчатые соматические клетки (Grant e. a., 1976; Awad, Probert, 1989, и др.), у некоторых видов образующие синцитий (Erwin, Halton, 1983; Zdarska e. a., 1991, и др.). Этим образованиям приписываются разные функции: питающая, поддерживающая, фагоцитоз остатков дегенерирующих половых клеток (Awad, Probert, 1989).

Проксимальная часть выводных протоков мужской половой системы трематод представлена, как правило, семявыносящими канальцами, отходящими от каждого семенника, и объединяющим их непарным семяпроводом. У исследованного вида семяпровод отсутствует, а семявыносящие канальцы впадают непосредственно в семенной пузырек. Тонкое строение семявыносящих канальцев по опубликованным работам известно только у трех видов: *Schistosoma mansoni* (Otubanjo, 1980), *Philophthalmus rhionica* (Галактионов, Добровольский, 1987) и *Maritrema linguilla* (Hendow, James, 1988). У шистосом их выстилка образована отдельными эпителиальными клетками, соединенными десмосомами, у *Ph. rhionica* и *M. linguilla* – синцитием. Несмотря на разный тип клеточной организации эпителия, семявыносящие канальцы всех упомянутых трематод обнаруживают явное сходство: эпителий обладает выраженной секреторной активностью, его апикальная поверхность несет частую кайму ламеллярных выростов, мускульная стенка развита, содержит кольцевые и продольные мышечные волокна. У *S. mansoni* и *M. linguilla* в хорошо выраженной полости протоков постоянно присутствует некоторое количество спермиев. Иная картина наблюдается у аллассогонопорусов. Клеточный эпителий семявыносящих канальцев не имеет у них специализированных апикальных выростов, тонкий слой цитоплазмы беден органоидами и включениями, что свидетельствует о низкой секреторной активности, мышечная обкладка пред-

ставлена лишь тонкими пучками кольцевых волокон. Спермии в узком просвете протоков встречаются довольно редко. Похоже они быстро минуют семявыносящие каналцы, минимально контактируя с их стенками. Возможно, этим и объясняются перечисленные выше особенности строения семявыносящих каналцев у аллассогонопорусов. Постоянному движению спермиев, по-видимому, способствует мерцание ресничек, образующих пучок в месте впадения семявыносящих каналцев в семенной пузырек. Этот пучок также, вероятно, препятствует обратному току жидкости из семенного пузырька. Представляется важным отметить, что ресничные структуры описаны в мужских половых протоках трематод впервые.

Семенной пузырек и семяизвергательный канал составляют дистальную часть выводных протоков мужской половой системы трематод. Описано несколько вариантов их строения. У шистосом эти отделы полностью выстланы продолжением тегумента покровов (Otubanjo, 1980; Awad, Probert, 1989). У других исследованных видов только самый конечный участок выводных протоков выполнен тегументом, а выстилка семенного пузырька и проксимальной части семяизвергательного канала (простатической части) является непосредственным продолжением эпителия семяпровода (или семявыносящих каналцев). При этом у некоторых видов (*Fasciola hepatica*, *Microphallus similis*) этот эпителий имеет клеточную организацию (Threadgold, 1975; Hendow, James, 1988), у большинства изученных форм – синцитиальную (Галактионов, Добровольский, 1987; Hendow, James, 1988; Zdarska e. a., 1991; Sharma e. a., 1994). Аллассогонопорусы имеют клеточный эпителий в семенном пузырьке и простатической части семяизвергательного канала. Характерными особенностями тонкого строения, в частности организацией апикальной поверхности эпителия, эти отделы обнаруживают значительное внешнее сходство с аналогичными протоками других изученных трематод, в том числе с синцитиальной выстилкой (Threadgold, 1975; Hendow, James, 1988; Zdarska e. a., 1991; Sharma e. a., 1994).

У *A. amphoraeformis* в выводные протоки мужской половой системы открываются железы двух типов, что в принципе не является новым для трематод и было неоднократно отмечено у других видов (Gupta, e. a., 1983; Wittrock, 1986; и др.). Обнаруженные нами типы железистых клеток по внешним признакам мало чем отличаются от простатических желез, описанных Виттроком у *Quinqueserialis quinqueserialis* (Wittrock, 1986). Однако, если у *Q. quinqueserialis* протоки всех желез впадают в семяизвергательный канал, то у *A. amphoraeformis* секрет одного типа изливается в полость семенного пузырька, другого – в проксимальную часть семяизвергательного канала. Насколько нам известно, в литературе нет пока сообщений о впадении каких-либо желез в семенной пузырек трематод. У сосальщиков, имеющих сумку цирруса, все простатические железы заключены в нее, что не позволяет усомниться в их принадлежности к мужской половой системе. Как показало исследование *A. amphoraeformis*, полностью лишенных половой бурсы, железы, впадающие в семенной пузырек и семяизвергательный канал, расположены у этого вида совершенно раздельно. Более того, железистые клетки, открывающиеся протоками в семяизвергательный канал, лежат в общей железистой массе с железами полового атриума, а железы семенного пузырька расположены одиночно по ходу протока, при этом частично примыкают к диффузному тельцу Мелиса, обнаруживая значительное внешнее сходство с одним из типов скорлуповых желез. Только проследив тончайшие протоки на тонких срезах (что не представляется возможным на светооптическом уровне исследования), мы могли достоверно определить, куда открываются связанные с ними железы. Приведенный пример еще раз свидетельствует о том, что толкование светооптических данных требует осторожности.

Таким образом, полученные результаты позволили дополнить общую картину

тонкого строения мужской половой системы трематод новыми деталями. Наиболее существенными нам представляются ресничный пучок в основании семенного пузырька и факт впадения простатических желез в семенной пузырек. Маловероятно, что подобные структурные особенности характерны только для аллассогонопорусов. Широко ли они распространены среди трематод, покажут будущие исследования.

Список литературы

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука. 1987. 192 с.
- Подвязная И. М. Тонкое строение пищеварительной системы *Allassogonoporus amphoraeformis* (Trematoda: Allassogonoporidae) // Паразитология, 1994. Т. 28, вып. 5. С. 403–409.
- Подвязная И. М. Строение полового атриума паразита летучих мышей *Prosthodendrium ascidia* (Trematoda: Lecithodendriidae) // Паразитология, 1995. Т. 29, вып. 1. С. 10–12.
- Awad A. H. N., Probert A. J. Transmission and scanning electron microscopy of the male reproductive system of *Schistosoma margrebowiei* La Roux. 1933 // J. Helminthol. 1989. Vol. 63. P. 197–205.
- Erwin B. E., Halton D. W. Fine structure observations on spermatogenesis in a progenetic trematode, *Bucephaloides gracilescens* // Int. Journ. Parasitol. 1983. Vol. 13, N 5. P. 413–426.
- Grant W. C., Harkema R., Muse K. E. Ultrastructure of *Pharyngostomoides procyonis* Harkema 1942 (Diplostomatidae). I. Observations on the male reproductive system // Journ. Parasitol. 1976. Vol. 62. P. 39–49.
- Gupta B. C., Guraya S. S., Parshad V. R. Morphological and histochemical studies on the prostate gland of developing and adult *Paramphistomum cervi* (Digenea: Paramphistomatidae) // Int. Journ. Invertebr. Reprod. 1983. Vol. 6. P. 219–228.
- Hendow H. T., James B. L. The ultrastructure of the male reproductive ducts in *Maritrema linguilla* (Digenea: Microphallidae) // Int. Journ. Parasitol. 1988. Vol. 18, N 2. P. 221–229.
- Otubanjo O. A. *Schistosoma mansoni*: the ultrastructure of the ducts of the male reproductive system // Parasitology. 1980. Vol. 81. P. 565–571.
- Sharma P. N., Swarnakar G., Hanna R. E. B. Ultrastructure of the male reproductive system in a rumen amphistome *Cotylophoron cotylophoron* // Journ. Helminthol. 1994. Vol. 68, N 3. P. 255–258.
- Threadgold L. T. *Fasciola hepatica*: the ultrastructure of the epithelium of the seminal vesicle, the ejaculatory duct and cirrus // Parasitology. 1975. Vol. 71. P. 437–443.
- Wittrock D. D. Histochemical and ultrastructural studies of the prostate gland of *Quinqueserialis quinqueserialis* (Trematoda: Notocotylidae) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1986. Vol. 105, N 4. P. 365–375.
- Zdarska Z., Soboleva T. N., Sterba J., Valkounova J. Ultrastructure of the male reproductive system of the trematode *Brachylaimus aequans* // Folia Parasitol. 1991. Vol. 38. P. 33–37.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 4.12.1995

THE FINE STRUCTURE OF THE MALE REPRODUCTIVE SYSTEM AND GENITAL ATRIUM OF BAT PARASITE *ALLASSOGONOPORUS AMPHORAEFORMIS* (TREMATODA: ALLASSOGONOPORIDAE)

I. M. Podvyaznaya

Key words: *Allassogonoporus amphoraeformis*, ultrastructure, male reproductive ducts, prostate glands, genital atrium.

SUMMARY

The male reproductive system of *Allassogonoporus amphoraeformis* includes two testes, two vasa efferentia, seminal vesicle, ejaculatory duct with pars prostatica, cirrus tube and accessory glands. Vas deferens and cirrus sac are absent. Testes are surrounded by thin basement lamina and sparse muscle

layer. Two types of cells are evident within the testes: germinal and somatic supporting cells located in peripheral region of gonades. The male reproductive ducts except cirrus tube are lined with flat epithelial cells joined by septate desmosomes. Basement lamina around epithelium is underlined by the only circular muscle layer in vasa efferentia and seminal vesicle; and by circular and longitudinal muscle layers in ejaculatory duct and cirrus tube. In seminal vesicle and ejaculatory duct (including pars prostatica) luminal plasma membranes of epithelial cells form elongate lamellae. These lamellae joined by numerous anastomoses occupy almost the whole lumen of ejaculatory duct. A bundle of cilia was revealed at the point where vasa efferentia open into seminal vesicle. *A. amphoraeformis* has two types of unicellular prostate glands. The glands of one type open into seminal vesicle, the glands of another type open into pars prostatica. Cirrus tube and genital atrium are lined with thin aspinose tegument. Tegument cytoplasm contains specific rod-shaped secretory granules produced by special subtegumental cells. The lining of genital atrium is penetrated by ducts of unicellular glands. Ciliated sensory papillae were found in the atrium epithelium and in tegument around the genital pore.

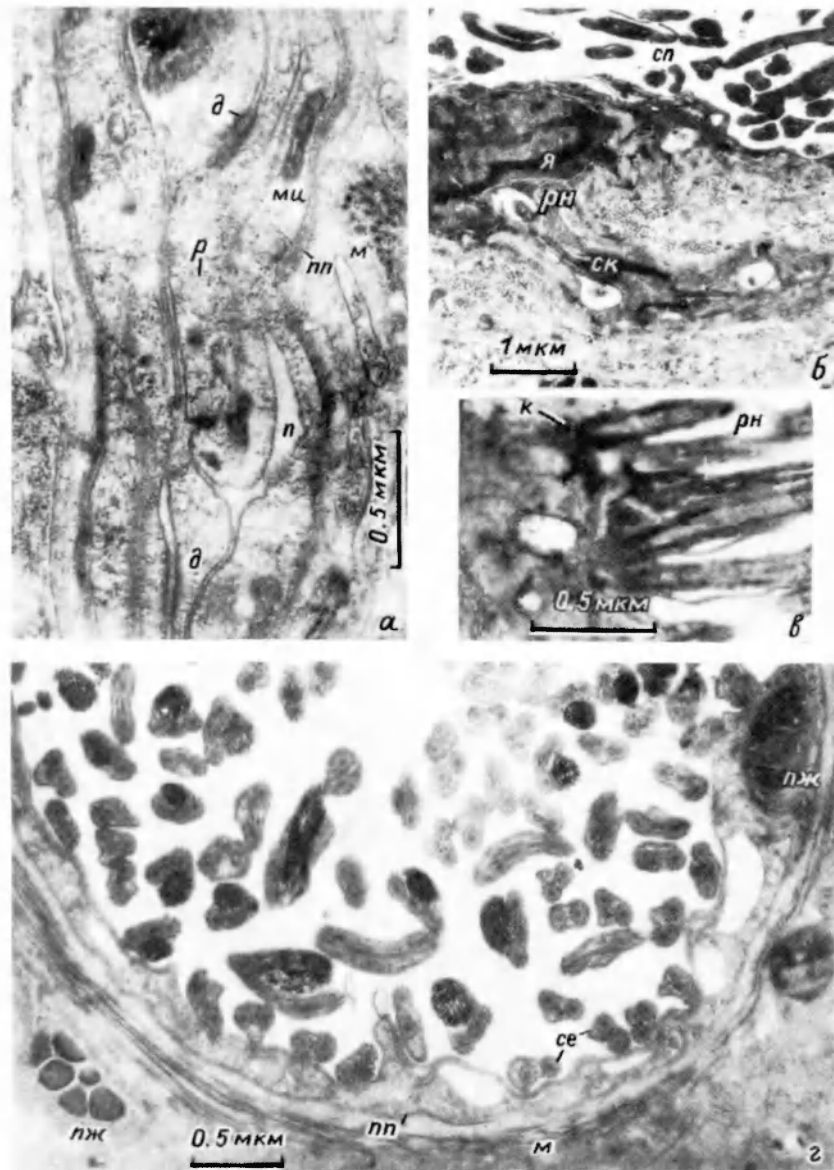


Рис. 2. Выводные протоки мужской половой системы *A. amphoraeformis*.

а — продольный срез СК; б — место впадения СК в СП; в — реснички в основании СП; г — поперечный срез СП; д — десмосома; к — корневая нить кинетосомы; м — мышцы; ми — митохондрии; п — просвет канала; пж — протоки желез; пл — пограничная пластинка; р — рибосомы; рн — реснички; се — спермии; я — ядро клетки.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. The male reproductive ducts of *A. amphoraeformis* (а, б — vas efferens; б-г — seminal vesicle).

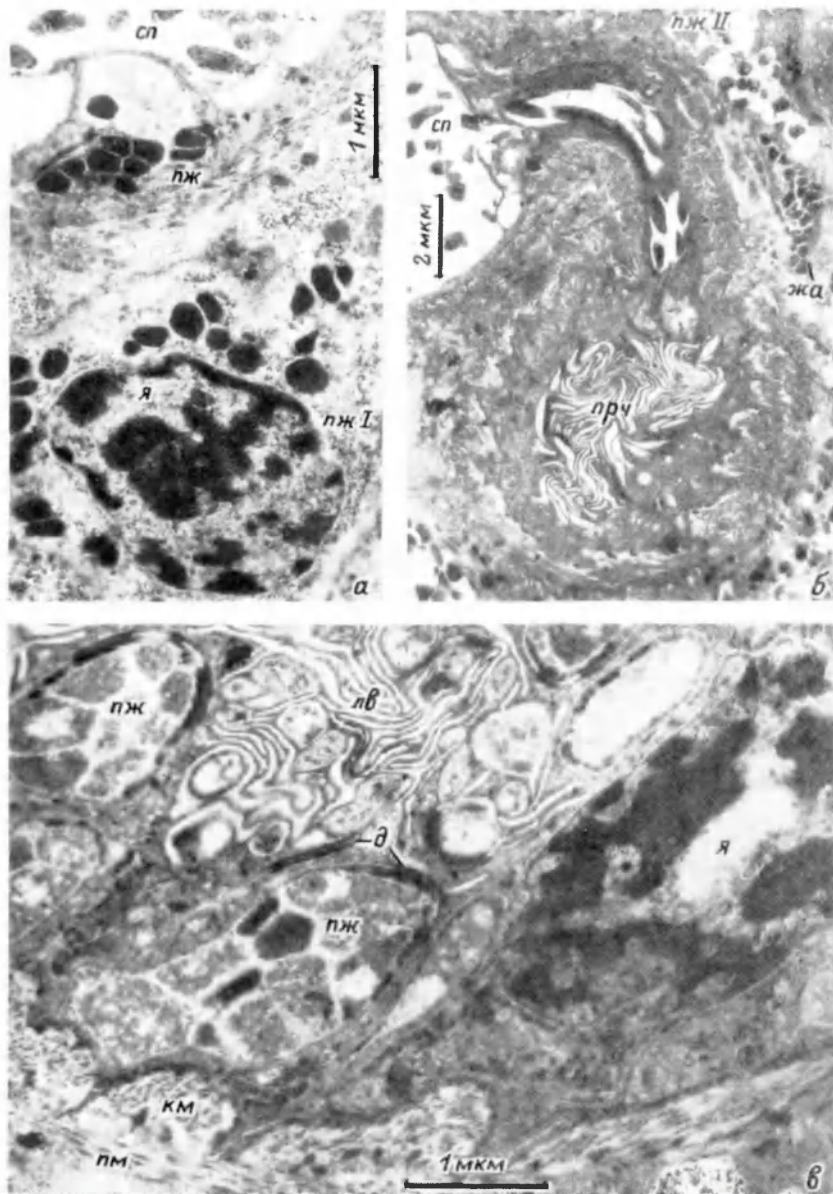


Рис. 3. Выводные протоки мужской половой системы *A. amphoraeformis*.

а — железистые протоки в стенке *СП*; *б* — переход *СП* в *ПРЧ*; *в* — простатическая часть семяизвергательного канала; *жа* — железы генитального атриума; *км* — кольцевые мышцы; *лв* — ламеллярные выросты; *пм* — продольные мышцы.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Fig. 3. The male reproductive ducts of *A. amphoraeformis* (*а*, *б* — seminal vesicle; *в* — ejaculatory duct, pars prostatica).

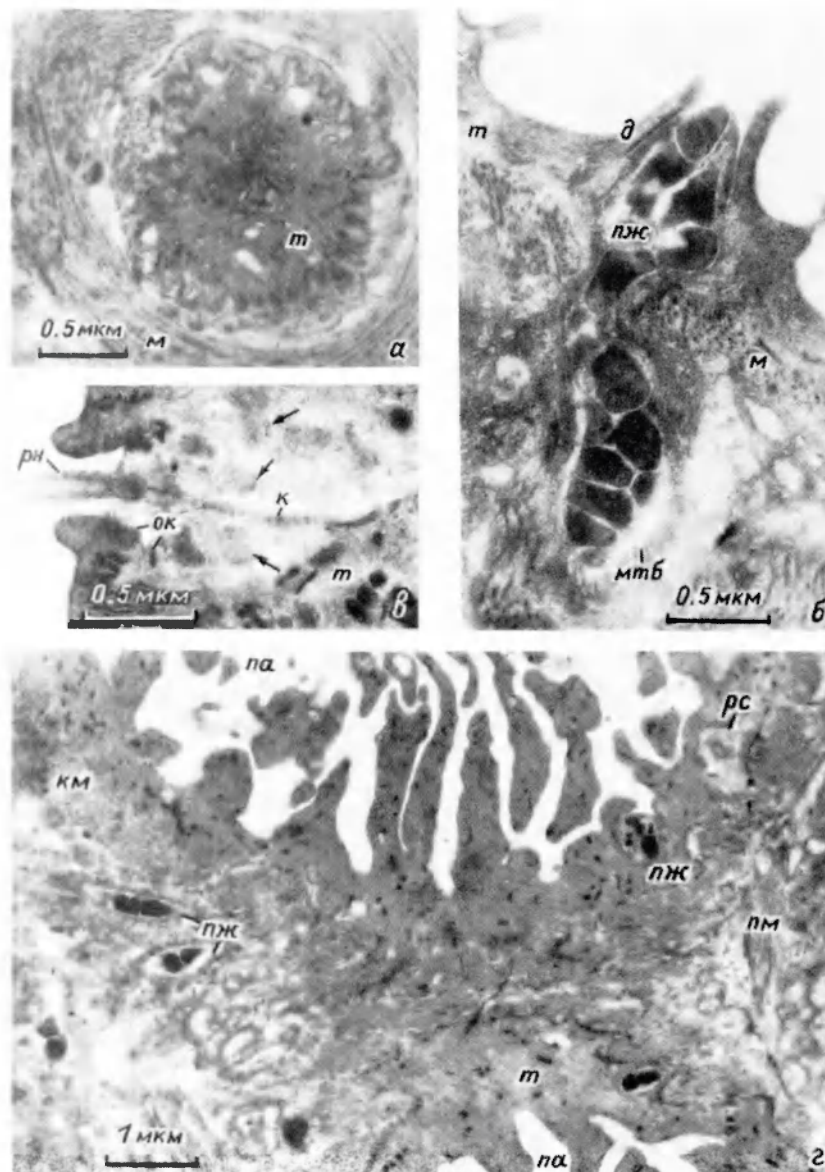


Рис. 4. Генитальный атриум *A. amphoraeformis*.

а — терминальная часть семяизвергательного канала (СИ); б — железистые протоки в стенке атриума; в — ресничная сенсилла вблизи генитальной поры; г — общий вид генитального атриума; мтб — микротрубочки в протоках желез; ок — опорные кольца; рс — ресничная сенсилла; т — тегумент; стрелка — впаивания плазматической мембраны нервного окончания.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2, 3.

Fig. 4. The genital atrium of *A. amphoraeformis* (б-г) and cirrus tube (а).